

Esqueletizaciones en hojas provenientes de la Formación Palo Pintado (Mioceno tardío), provincia de Salta, Argentina: Icnotaxonomía y una revisión de sus registros fósiles

Skeletonizations on leaves from the Palo Pintado Formation (late Miocene) of Salta province, Argentina: Ichnotaxonomy and a review of their fossil records

Juan Manuel Robledo

Centro de Ecología Aplicada del Litoral (CECOAL), CONICET y Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura, Universidad Nacional del Nordeste (FaCENA-UNNE), Ruta 5, km 2,5, Casilla correo 291, 3400, Corrientes, Argentina. manuelrobledo@conicet.gov.ar

Recibido: 19-diciembre-2017. Aceptado: 20-febrero-2018. Publicado en formato electrónico: XX-febrero-2018

Palabras clave: Fitofagia, interacciones planta-insecto, Mioceno, Salta, *Osteophytichnus*

Key words: Phytophagy, plant-insect interactions, Miocene, Salta, *Osteophytichnus*

RESUMEN

La icnotaxonomía de las esqueletizaciones hasta el momento está pobremente desarrollada. Esto quizá sea el resultado de un escaso registro en comparación a otros tipos de trazas halladas en hojas fósiles. Aquí se dan a conocer nuevas evidencias de esqueletizaciones identificadas en hojas procedentes de la Formación Palo Pintado (Mioceno tardío-Plioceno), que aflora en el centro-sur de la Provincia de Salta, Argentina. Del mismo modo, se propone una nueva nomenclatura para separar las esqueletizaciones de las escisiones marginales, y así contribuir al ordenamiento de la icnotaxonomía de las trazas en hojas fósiles. Se da a conocer el primer hallazgo de esqueletizaciones en helechos neógenos, y que constituye el segundo caso en todo el registro fósil. Por último, este trabajo provee información sobre el comportamiento y preferencias alimenticias de los insectos fitófagos durante este periodo de tiempo.

ABSTRACT

The ichnotaxonomy of skeletonizations is poorly developed. These are the unique type of fossil traces, in the category of external foliage feeding, that do not count with a clearly established classification. This may be the result of a poor record compared to other types of traces found in fossil leaves. In this work, 856 impressions of angiosperms and ferns were examined, 288 of them showed some evidence of phytophagy damages, among the latter 20 corresponded to skeletonizations. The leaves carrying the traces come from the Quebrada del Horno, Quebrada de Alfredo and Peñas Blancas outcrops. These are located in the center-south of the Salta province, Argentina. The Palo Pintado Fm crops out in these localities, both the stratigraphic correlation and the radiometric dating confer to Palo Pintado Fm a late Miocene - lower Pliocene age. It contacts in the lower section with Angastaco Fm and its upper part with San Felipe Fm. Lithologically, it is composed of sandstones alternating with siltstones and to a lesser degree with conglomerates. Sandstones present a brownish coloration while siltstones exhibit yellow and brown hues that merge to greenish sediments. Throughout the formation, there is a disposition in successive finer-grained sedimentary cycles. The layers of limolite are abundant at the base of the formation and become more sporadic towards the upper section. As result of this study, new evidence of skeletonizations identified in leaves from the Palo Pintado Fm are revealed. On the other hand, a new nomenclature is proposed to separate the skeletonizations from the marginal excisions, and thus contribute to the ordering of the ichnotaxonomy of phytophagy traces on fossil leaves. The reason for this proposal is due to that only two ichnospecies of skeletonizations are currently known and they are included in the ichnogenus *Phagophytichnus* van Amerom, 1966, which was originally established to group the marginal excisions. These types of traces (marginal excisions and skeletonizations) have different morphological and ecological characteristics; the skeletonizations present intact leaf veins inside the traces; instead, the marginal excisions frequently remove all the tissues, including the veins. On the other hand, skeletonizations are exclusively the result of a feeding process and the marginal excisions are also indirect evidence of other types of behavior, for instance, the tissue removed from the leaves can be used by some insects to build nests or as a substrate for the proliferation of fungi. By the above explained, herein is established the ichnogenus *Osteophytichnus* nov. ichnogen. to include all skeletonizations. In addition, this study reports for the first time skeletonizations on ferns of Neogene age, which also constitute the second case in the entire fossil record. It was not possible to compare the fossil traces found in *Acrostichum paleoaurum* Beauchamp, Lemoigne & Petrescu, 1973 with extant skeletonizations, since the scarce record of ferns attacked by skeletonizer insects. In the same way, in the extant species related to *A. paleoaurum*, only non-marginal excisions and window excisions have been reported, which did not allow to establish comparisons or infer possible producer insects for the

traces reported in this work. Finally, herein is provided information about the behavior and food preferences of insects during the Neogene of South America.

1. INTRODUCCIÓN

Las esqueletizaciones son escisiones de todos los tejidos de la hoja, excepto del tejido vascular. Como resultado, las venas no cortadas quedan expuestas como un entramado fino en las áreas de la lámina donde se han producido estos cortes (WESTON *et al.*, 2007). Los patrones de las trazas son de diferente forma, tamaño y distribución sobre la hoja, pero típicamente ocurren alejados de los bordes de la lámina. Siguiendo la clasificación de LABANDEIRA *et al.* (2007), las esqueletizaciones comprenden un subgrupo dentro de la categoría de “alimentación externa del follaje” (*External foliage feeding*), junto con las escisiones no marginales (*Hole feeding*), marginales (*Margin feeding*) y en ventana (*Surface feeding*). Los registros más antiguos de esqueletizaciones datan del Pérmico temprano de los Estados Unidos, Argentina y Brasil (BECK & LABANDEIRA, 1998; ADAMI-RODRIGUES *et al.*, 2004; LABANDEIRA & ALLEN, 2007; AQUINO *et al.*, 2015). En edades más recientes, el registro aumenta progresivamente (Tabla I). En la última década, Argentina ha generado una importante contribución en la icnotaxonomía de las interacciones fósiles planta-insecto. Ejemplo de ello son las aportaciones de SARZETTI *et al.* (2008), quienes describieron una nueva icnoespecie de escisiones marginales proveniente de la localidad patagónica de Río Pichileufú (Eoceno medio, Río Negro). Posteriormente, SARZETTI *et al.* (2009) reportaron tres icnoespecies de oviposiciones en hojas de dicotiledóneas procedentes de la localidad Laguna del Hunco.

Por su parte, ROBLEDO *et al.* (2015) describieron dos nuevas icnoespecies correspondientes a escisiones no marginales y escisiones en ventana, en helechos procedentes de la Fm Palo Pintado. Más tarde, ROBLEDO *et al.* (2016) reportaron un total de cinco icnoespecies de minaciones en hojas de angiospermas provenientes de la misma formación, tres de las cuales corresponden a nuevas icnoespecies.

La icnotaxonomía de las esqueletizaciones está pobremente desarrollada, siendo el único tipo de trazas en la categoría de alimentación de follaje externo que aún no presenta una clasificación claramente establecida. Actualmente solo se conocen dos icnoespecies de esqueletizaciones, *Phagophytichnus nervillos-reliquens* Straus, 1977 y *P. uvaeformis* Givulescu, 1981. El icnogénero *Phagophytichnus* van Amerom, 1966 fue originalmente establecido para agrupar solo a las escisiones no marginales. Los objetivos de este trabajo son: 1) realizar una revisión completa del registro de las esqueletizaciones; y 2) analizar sus aspectos morfológicos y ecológicos. Dichos aspectos son los que fundamentan la propuesta de una nueva nomenclatura para las esqueletizaciones y de este

modo se contribuye al ordenamiento de la icnotaxonomía de trazas en hojas fósiles. Por último, 3) dar a conocer por primera vez esqueletizaciones en helechos provenientes del Mioceno tardío de la Argentina. Este representa el segundo caso de esqueletizaciones en helechos en todo el registro fósil, ya que previamente fueron descritos en una dipteridácea procedente del Triásico Superior de China (FENG *et al.*, 2014).

2. MATERIALES, MÉTODOS Y MARCO GEO-LÓGICO.

Se examinaron un total de 856 impresiones de angiospermas y helechos, de las cuales 288 presentaban daños de fitofagia, entre estas últimas, 20 correspondieron a esqueletizaciones. Estos fitofósiles provienen de la Fm Palo Pintado, que aflora entre las localidades de San Carlos y Angastaco, en la provincia de Salta y tiene una potencia de ~1400 m (Fig. 1a). Dicha formación queda delimitada por la Fm Angastaco en su base y la Fm San Felipe a techo. Está constituida principalmente por capas de areniscas que intercalan con pelitas (Fig. 1b). En estos últimos depósitos son abundantes las impresiones foliares, y en menor medida se han hallado restos de animales, como osteodermos de gliptodontes y dasipódidos, plumas, escamas de peces y partes corporales de insectos. Tanto la correlación estratigráfica (MISERENDINO FUENTES & DÍAZ, 1988) como las dataciones radiométricas (GRIER & DALLMEYER, 1990), confieren a la Fm Palo Pintado una edad Mioceno tardío - Plioceno temprano. En el proceso de identificación de las trazas, se examinaron detenidamente cada una de ellas en busca de tejido necrótico o de reacción, que se observa en las hojas como un engrosamiento en la lámina que delimita los bordes de corte en el tejido. Las trazas encontradas fueron analizadas con una lupa binocular marca Nikon, modelo SMZ-445 y fotografiadas con una cámara montada Nikon 590CU. Posteriormente las fotografías fueron procesadas (mejoramiento de las imágenes y toma de medidas) con los programas digitales Micrometrics y Corel Draw (versión x8).

3. ICNOTAXONOMÍA

ICNOFAMILIA Phagophytichnidae Vialov, 1975
 ICNOGÉNERO *Osteophytichnus* nov. icnogen.
 p.p. 1977 *Phagophytichnus* Straus, p. 64, fig. 69.
 p.p. 1981 *Phagophytichnus* Givulescu, p.129,
 Lám. II, fig. 1; Lám. IV, fig. 4 y Lám. VI, fig. 3.

ICNOESPECIE tipo: *Osteophytichnus nervillos-reliquens* (Straus, 1977) por monotipia.

Diagnosis: Escisiones de formas redondeadas, alargadas, a veces cuadrangulares o irregula-

Tabla I. Registro fósil de las esqueletizaciones.
— Fossil record of skeletonizations.

Planta Hospedadora	Localidad/Occurrencia	Edad	Referencia
<i>Acer opalus</i> (Sapindaceae)	Bernasso, Francia	Pleistoceno temprano	ADROIT <i>et al.</i> , 2016
<i>Quercus preguayavaefolia</i> (Fagaceae)	Longmen Flora, China	Plioceno tardío	SU <i>et al.</i> , 2015
dicot. indet.	Alemania	Plioceno	STRAUS, 1977
<i>Quercus</i> sp. (Fagaceae), <i>Fagus attenuata</i> (Fagaceae)	Chiuzbaia, Rumania	Mioceno tardío	GIVULESCU, 1981
indet. 7, indet. 15, Myrtaceae 1, <i>Nothofagus</i> 1 (Nothofagaceae), <i>Nothofagus</i> 2 (Nothofagaceae)	Hindom Maar, Nueva Zelanda	Mioceno temprano	MÖLLER <i>et al.</i> , 2017
<i>Fagus</i> sp. (Fagaceae)	Geumgwangdong Fm, Corea	Mioceno temprano	PAIK <i>et al.</i> , 2012
<i>Viburnum atlanticum</i> (Adoxaceae)	Bilina Mine, República Checa	Mioceno temprano	PROKOP <i>et al.</i> , 2010
dicot. indet.	Enspel, Alemania	Oligoceno tardío	GUNKEL & WAPPLER, 2015
Hoja de Notophagaceae	Antártida	Eoceno	MCDONALD, 2007
<i>Populus cinnamoides</i> (Salicaceae)	Green River Fm, USA	Eoceno medio	SMITH, 2008
<i>Aesculus</i> sp. (Hippocastaneae)	Princeton, Canadá	Eocene medio	LABANDEIRA, 2002
<i>Remijia tenuiflorifolia</i> (Rubiaceae), dicot. indet.	Laguna del Hunco, Argentina	Eoceno temprano	AQUINO <i>et al.</i> , 2015
<i>Acer arcticum</i> (Sapindaceae), <i>Trochodendroides</i> sp. (Cercidiphyllaceae)	Spitsbergen, Ártico	Paleoceno-Mioceno?	WAPPLER & DENK, 2011
<i>Zizyphoides flabella</i> (Rhamnaceae)	Chickaloon Fm, Alaska	Paleoceno-Eoceno	SUNDERLIN <i>et al.</i> , 2011
<i>Corylites</i> sp. (Betulaceae)	USA	Paleoceno-Eoceno	WILF & LABANDEIRA, 1999
<i>Corylus macquarrii</i> (Betulaceae)	Menat, Francia	Paleoceno medio	WAPPLER <i>et al.</i> , 2009
Hoja de Platanaceae	Kazakhstan	Cretácico tardío	Zherikhin, 2002
<i>Zingiberopsis attenuata</i> (Zingiberaceae), " <i>Cinnamomum</i> " lineafolia (Trochodendrales), <i>Liriodendrites bradacii</i> (Magnoliales), <i>Marmarthia pearsonii</i> (Laurales), <i>Erlingdorgia montana</i> (Platanaceae), <i>Cercidiphyllum ellipticum</i> (Cercidiphyllaceae), <i>Trochodendroides nebrascensis</i> (Trochodendrales), hoja de Platanaceae leaf, dicot. indet.	Hell Creek Fm, USA	Cretácico tardío	LABANDEIRA <i>et al.</i> , 2002
<i>Dictyophyllum nathorstii</i> (Dipteridaceae)	Yipinglang Coal Field, China	Triásico tardío	FENG <i>et al.</i> , 2014
<i>Glossopteris retifera</i> (Glossopteridaceae)	Bajo de la Leona, Argentina	Pérmico temprano	AQUINO <i>et al.</i> , 2015
<i>Russellites taeniata</i> (Tingiaceae?)	Coprolite Bone Bed, USA	Pérmico temprano	LABANDEIRA & ALLEN, 2007
<i>Gigantopteridium americanum</i> (Gigantopteridaceae)	Taint flora, Emily Irish flora, USA	Pérmico temprano	BECK & LABANDEIRA, 1998

res. Todos los órdenes de venación permanecen en el interior de las trazas, mientras que las demás capas de tejido se muestran completamente eliminadas.

Origen del nombre: del Griego, ostá (οστά)= huesos; phyton (φυτόν)= hoja; ichnos (ίχνος)= huella, traza.

Comentarios: El icnogénero *Phagophytichnus* fue erigido por VAN AMEROM (1966), para incluir a todas aquellas escisiones que ocurren en el margen de la hoja. Para mantener la idea original del autor, aquí se crea el icnogénero *Osteophytichnus* para agrupar a todas las icnoespecies de esqueletizaciones y separarlas así de *Phagophytichnus*, que incluiría exclusivamente las escisiones marginales (ver Discusión).

Osteophytichnus nervillosreliquens (Straus, 1977) nov. comb.

Figs. 2a-i; 3a-e

1977. *Phagophytichnus nervillos-reliquens* Straus, p. 64, fig. 69.

1981. *Phagophytichnus uvaeformis* Givulescu, p.129, Lám. I, fig. 1.

2007. "Skeletonization DT16" Labandeira *et al.*, p. 8.

2007. "Skeletonization DT17" Labandeira *et al.*, p. 8.

2007. "Skeletonization DT18" Labandeira *et al.*, p. 8.

2007. "Skeletonization DT19" Labandeira *et al.*, p. 8.

2007. "Skeletonization DT20" Labandeira *et al.*, p. 8.

2007. "Skeletonization DT56" Labandeira *et al.*, p. 9.

2007. "Skeleton feeding" McDonald *et al.*, p. 3, fig. 1e.

2008. "Skeletonization" Smith, p. 99, Fig. 6 B.

2010. "Skeletal feeding" PROKOP *et al.*, p. 906, Lám. 2, fig. d.

2011. "Skeletonization" Wappler & Denk, p. 287, fig. 2 F y G.

2012. "Skeletonization" Paik *et al.*, p. 10, Lám. IV, figs. 7 y 8.

Holotipo: Nro. 21482, ejemplar presente en una hoja de angiosperma, localidad de Willershausen, Thuringia, Alemania (STRAUS, 1977).

Diagnosis: Esqueletizaciones de forma redondeada, ovaladas a polilobadas; en ocasiones los bordes de las esqueletizaciones quedan delimitados por las venas de tercer o cuarto orden, confiriéndoles una forma irregular. Estas se hallan en cualquier parte de la hoja y frecuentemente presentan un tejido necrótico rodeando el tejido dañado.

Diagnosis: *Rounded, oval to polylobate skeletonizations. Occasionally, the skeletonized areas are delimited by the third or fourth order veins. They are found randomly on the leaf blade. The skeletonizations frequently have a necrotic tissue around the damaged zone.*

Material: CTES-IC 3c; 7; 9f, g; 8k; 26e (Figs. 3d y 3e); 29a (Figs. 2a y 2b), b; 30 (Figs. 3a - 3c); 36qq (Fig. 2i); 71a, d, g - i; 77c (Fig. 2e); 88a (Fig. 2h); 198 (Figs. 2c y 2d); 244a (Figs. 2f y 2g). Los especímenes CTES-IC 26e y 30 fueron hallados en pinnas de *Acrostichum paleoaurum* (CTES-PB 8004 y 8009 respectivamente), ambos ejemplares provienen de la localidad Quebrada del Horno, Fm Palo Pintado (Salta, Argentina). La asignación taxonómica del helecho fue realizada por ANZÓTEGUI & HORN (2011).

Descripción: Esqueletizaciones en general de formas redondeadas (CTES-IC 3c; 29a, b; 36qq; 77c; 198), cuadrangulares (CTES-IC 26e; CTES-IC 30), a veces alargadas (CTES-IC 244a), cuyos bordes quedan delimitados por las venas de segundo, tercer e incluso cuarto orden, confiriéndoles contornos irregulares. Las trazas se hallan entre venas primarias y/o secundarias, pueden estar en contacto directo con ellas, pero nunca las atraviesan. Generalmente se localizan cerca de la vena media (CTES-IC 3c; 26e; 36qq; 71a; 88a; 77c; 198; 244a) y en menor medida cerca del margen foliar (CTES-IC 3c; 29a, 29b). En ningún caso las venas de menor calibre fueron eliminadas, al contrario que el tejido entre las venas. El largo de las lesiones varía entre 1 mm (CTES-IC 3c) y 8,33 mm (CTES-IC 36qq) y ancho desde los 0,50 mm (CTES-IC 3c) hasta los 3,70 mm (CTES-IC 36qq).

Comentarios: En la diagnosis de la icnoespecie, STRAUS (1977) solo menciona la presencia de las venas en el interior del área dañada y la forma de dichas zonas esqueletizadas. En la imagen del holotipo (STRAUS, 1977, Lám. IV, Fig. 69), se pueden observar otras características. La imagen muestra una esqueletización de contorno irregular que ocupa un área relativamente grande en la zona central de la hoja. Si bien, la lámina foliar está fragmentada, se puede observar que la esqueletización se localiza en la región central de la hoja, sobre un solo lado de la vena media. Esta atraviesa dos venas secundarias, hasta contactar con el margen. la icnoespecie *Phagophytichnus uvaeformis* no presenta caracteres distintivos que permitan diferenciarla de *Osteophytichnus nervillosreliquens*, por lo cual es considerada aquí como un sinónimo de esta última icnoespecie.

Procedencia: El material estudiado proviene de las localidades Quebrada del Horno, Quebrada de Alfredo y Peñas Blancas, en la Provincia de Salta, donde aflora la Fm Palo Pintado (Mioceno tardío-Plioceno).

4. DISCUSIÓN

Las esqueletizaciones tienen un registro casi continuo desde el Pérmico temprano. Estas trazas parecen haber tenido un gran desarrollo desde la aparición de las angiospermas, dado que la mayor parte de los registros datan del Cretácico o son posteriores a este y se han hallado casi exclusivamente en hojas de angiospermas (Tabla I). El único registro de esqueletizaciones en plantas hospede-

dadoras no angiospermas, es el reportado en este trabajo. Aunque se hacen más abundante durante el Cenozoico, el registro fósil de las esqueletizaciones en relación a otros tipos de daños es escaso (FENG *et al.*, 2014). Esto quizá sea el motivo por el cual la taxonomía de las esqueletizaciones actualmente no está tan desarrollada como para otros tipos de daños, por ejemplo las oviposiciones y minas. Aquí se realiza por primera vez el tratamiento icnotaxonómico de las esqueletizaciones, a fin de complementar las demás icnoespecies ya descritas; de esta forma todos los tipos de daños que se incluyen en la categoría de “alimentación externa del follaje” contarían con un sistema icnotaxonómico formal.

Como se mencionó previamente, VAN AMEROM (1966) estableció el icnogénero *Phagophytichnus* para describir las escisiones marginales, pero posteriormente fueron creadas dos icnoespecies *Phagophytichnus nervillos-reliquens* y *Phagophytichnus uvaeformis*, que corresponden a esqueletizaciones. Ambos tipos de daños (escisiones marginales y esqueletizaciones) presentan características morfológicas y ecológicas considerablemente diferentes. Las esqueletizaciones presentan venas intactas en el interior de las trazas, estos daños se localizan siempre en el interior de la lámina (es decir, que constituyen estructuras cerradas) y pueden presentar un contorno altamente irregular. En el aspecto ecológico, las esqueletizaciones siempre son el resultado de un proceso de alimentación por parte del organismo productor. Por el contrario, las escisiones marginales raramente presentan restos de venas en el área consumida; por lo general estas también son consumidas. Como su nombre indica, las escisiones marginales se hallan exclusivamente en los márgenes de la hoja y frecuentemente presentan un contorno redondeado. Por último, las escisiones marginales no solo son consecuencia de la alimentación del productor. En algunos casos como en los megachílidos (Hymenoptera), los cortes de forma redondeada se utilizan para la construcción de nidos (SARZETTI *et al.*, 2008) o para mantener un cultivo de hongos en el caso de las hormigas (MÜELLER & RABELING, 2008). Por lo comentado anteriormente, tanto la idea original de VAN AMEROM (1966), como los aspectos morfológicos y ecológicos disímiles entre las esqueletizaciones y las escisiones marginales, sustentan la propuesta de este trabajo de erigir un nuevo icnotaxón para separar a las esqueletizaciones del resto de las trazas halladas en hojas fósiles.

En este trabajo se describe la primera esqueletización hallada en un helecho fósil de la especie *Acrostichum paleoaureum* (Pteridaceae) Beauchamp, Lemoigne & Petrescu, 1973, proveniente de Sudamérica y que a su vez sería el segundo registro en toda la literatura (Figs. 3a - e). La primera esqueletización encontrada en un helecho proviene del Triásico Superior de China, ya que fueron hallados varios ejemplares de *Dictyophyllum nathorstii* Zeiller, 1903 con evi-

dencias inequívocas de este tipo de alimentación (FENG *et al.*, 2014).

Otros daños hallados en helechos cenozoicos son muy escasos; los últimos registros provienen de la localidad Laguna del Hunco (Eoceno Temprano de Argentina), donde fue hallada una pinna de *Todea amissa* con escisiones marginales y, en algunos casos, las pínulas habrían sido consumidas completamente (CARVALHO *et al.*, 2013). Por otro lado, también se hallaron escisiones marginales en un helecho indeterminado, procedente del Eoceno Medio de Estados Unidos (LABANDEIRA, 2002). En la Fm Palo Pintado, previamente han sido descritas escisiones no marginales y escisiones en ventana, correspondientes a las icnoespecies *Folifenestra intervenosa* Robledo, Sarzetti & Anzótegui, 2015 e *Infderrefolia oblonga* Robledo, Sarzetti & Anzótegui, 2015, halladas en *Blechnum serrulatiformis* y *Thelypteris interrupta* (Robledo *et al.*, 2015).

No se ha podido comparar las esqueletizaciones halladas en *Acrostichum paleoaureum* con esqueletizaciones actuales, dado que hasta el momento son escasos los estudios que documenten este tipo de trazas en helechos y estos no cuentan con imágenes o descripciones que permitan dicha comparación (SWESEY, 1921; BEER, 1955). Por otro lado, en *Acrostichum aureum* Linné, 1753 (especie actual afín a la mencionada en este trabajo) se han hallado trazas de fitofagia que corresponden a escisiones no marginales y escisiones en ventana, producidas por las larvas de un lepidóptero de la especie *Camptomastix hisbonalis* Walker, 1859 (Crambidae). En este caso, el comportamiento alimenticio del insecto supuso una escasa selección del tejido vegetal, dado que también las venas fueron consumidas. Distinto es el caso de las esqueletizaciones, en las que sí se produjo selección de los tejidos. Generalmente, los casos de esqueletizaciones por insectos se dan en especies que presentan estadios larvales. Las primeras fases de las etapas larvales no poseen el tamaño o la fuerza necesaria para alimentarse de las venas y como resultado los daños quedan restringidos al área intercostal (BERNAYS & CHAPMAN, 1994; SERRANO & FOLTZ, 2008).

5. CONCLUSIONES

En este trabajo se define el icnogénero *Osteophytichnus* a fin de incluir a todas las esqueletizaciones halladas en hojas fósiles y contribuir al ordenamiento icnotaxonómico de las trazas producidas por fitofagia. También se documenta el segundo caso conocido de esqueletización en una familia actual de helechos, procedente del Mioceno Tardío del Noroeste de Argentina. Se prevén nuevos estudios de carácter cuantitativo que permitirán establecer con mayor precisión la abundancia y diversidad de esqueletizaciones halladas en esta paleoflora miocena y su comparación con otras trazas de fitofagia. Estos estudios también aportarán una base numérica para comparar los niveles

de fitofagia hallados en helechos y angiospermas, y permitirán conocer algunos aspectos de las preferencias alimenticias de los artrópodos fitófagos en esta región durante el Mioceno tardío de la Argentina.

AGRADECIMIENTOS

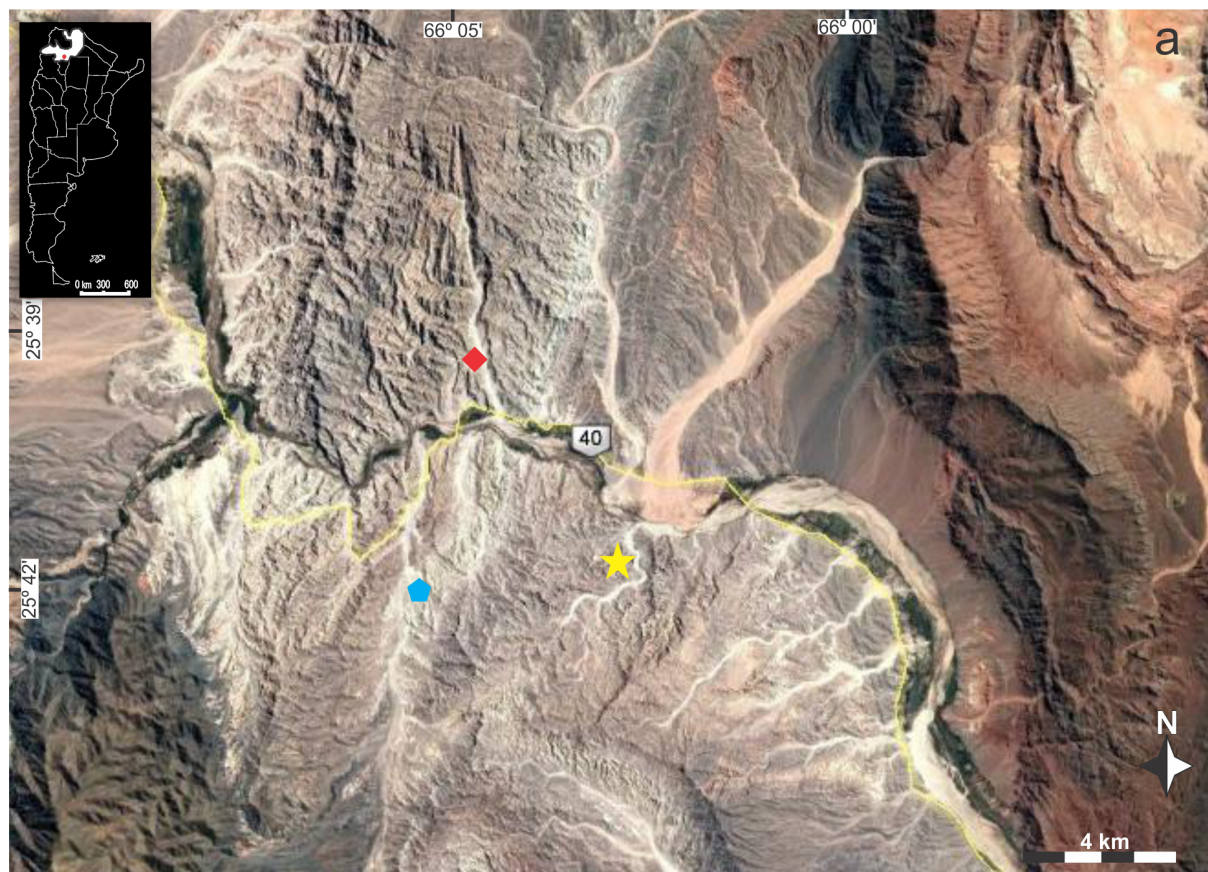
Agradezco a la Dra. Silvia Gnaedinger, de la Universidad Nacional del Nordeste, por su colaboración constante. Al Comité Editorial y a los revisores anónimos, por sus valiosos comentarios y sugerencias. Este trabajo fue financiado en el marco del proyecto PI 16F008 (Secretaría General de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional del Nordeste) otorgado a la Dra. Lilia R. Mautino.

BIBLIOGRAFÍA

- ADAMI-RODRIGUES, K., IANNUZZI, R. & PINTO, I.A. 2004. Permian plant-insect interactions from a Gondwana flora of southern Brazil. *Fossils and Strata*, **51**: 106-125.
- ADROIT, B., WAPPLER, T., TERRAL, J.F., ALI, A.A. & GIRARD, V. 2016. Bernasso, a paleoforest from the early Pleistocene: New input from plant-insect interactions (Hérault, France). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **446**: 78-84.
- AMEROM, H W J. VAN. 1966. *Phagophytichnus ekowskii* nov. ichnogen. & nov. ichnosp., eine Missbildung infolge von Insektenfrass, aus dem Spanischen Stephanien (Provinz Leon). *Leidse Geologische Mededelingen*, **38**(1): 181-184.
- ANZÓTEGUI, L.M. & HORN, M.Y. 2011. Megaflora de la Fm Palo Pintado (Mioceno Superior) Salta, Argentina. Parte II. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **14**(3): 239-254.
- AQUINO, V., ARIS, M.J. & CARRIZO, H.A. 2015. Evidencias de lesiones foliares en plantas fósiles de dos yacimientos de la Patagonia argentina. *Acta geológica lilloana*, **27**(1): 3-15.
- BECK, A.L. & LABANDEIRA, C.C. 1998. Early Permian insect folivory on giantopterid dominated riparian flora from north-central Texas. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **142**: 139-173.
- BEER, R.E. 1955. Biological studies and taxonomic notes on the genus *Strongylogaster* Dahlbom (Hymenoptera: Tenthredinidae). *The University of Kansas science bulletin*, **37**: 223-249.
- BERNAYS, E.A. & CHAPMAN, R.F. 1994. Behavior: the impact of ecology and physiology. In: E. A. BERNAYS & R.F. CHAPMAN, Eds. *Host plant selection by phytophagous insect*. págs. 166-199. Chapman and Hall, New York.
- CARVALHO, M.R., WILF, P., HERMSEN, E.J., GANDOLFO, M.A., CÚNEO, N.R. & JOHNSON, K.R. 2013. First record of *Todea* (Osmundaceae) in South America, from the early Eocene paleorainforests of Laguna del Hunco (Patagonia, Argentina). *American Journal of Botany*, **100**(9): 1831-1848.
- FENG, Z., SU, T., YANG, J.Y., CHEN, Y.X., WEI, H.B., DAI, J., GUO, Y., LIU, J.-R. & DING, J. H. 2014. Evidence for insect-mediated skeletonization on an extant fern family from the Upper Triassic of China. *Geology*, **42**(5): 407-410.
- GIVULESCU, R. 1981. Pathological elements on fossil leaves from Chiuzbaia (galls, mines, and other insect traces). *Dări de Seamă ale Seditelor (Paleontologie)*, Institutul de Geologie si Geofizica, **68**: 123-133.
- GRIER, M. & DALLMEYER, R. 1990. Age of the Payogastilla Group: Implications for foreland basin development, NW Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, **3**(4): 269-278.
- GUNKEL, S. & WAPPLER, T. 2015. Plant-insect interactions in the upper Oligocene of Enspel (Westerwald, Germany), including an extended mathematical framework for rarefaction. *Palaeobiodiversity and Palaeoenvironments*, **95**(1): 55-75.
- LABANDEIRA, C.C. 2002. Paleobiology of middle Eocene plant-insect associations from the Pacific Northwest: A preliminary report. *Rocky Mountain Geology*, **37**: 31-56.
- LABANDEIRA, C.C. & ALLEN, E.G. 2007. Minimal insect herbivory for the Lower Permian Coprolite Bon Bed site of north-central Texas, USA, and comparison to the other Late Paleozoic floras. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **247**: 197-219.
- LABANDEIRA, C.C., JOHNSON, K.R. & LANG, P. 2002. Preliminary assessment of insect herbivory across the Cretaceous-Tertiary boundary: Major extinction and minimum rebound. In: J.H. HARTMAN, K.R. JOHNSON & D.J. NICHOLS, Eds. *The Hell Creek Formation of the northern Great Plains: Boulder, Colorado*. Geological Society of America, Special Paper, **361**: 297-327.
- LABANDEIRA, C.C., WILF, P., JOHNSON, K.R. & MARSH, F. 2007. *Guide to Insect (and Other) Damage Types on Compressed Plant Fossils* (Version 3.0–Spring 2007). Washington, D.C., Smithsonian Institution, 26 págs.
- MCDONALD, C.M., FRANCIS, J.E., COMPTON, S.G.A., HAYWOOD, A., ASHWORTH, A.C., HINOJOSA, L.F. & SMELLIE, J. 2007. Herbivory in Antarctic fossil forests: evolutionary and palaeoclimatic significance. *U.S. Geological Survey and The National Academies, Resumen Extendido*, **059**: 1-4.
- MISERENDINO FUENTES, A. & DÍAZ, J. 1988. Nuevas consideraciones sobre la edad y correlaciones del Grupo Payogastilla (Terciario superior - Provincia de Salta). *V Congreso Geológico Chileno. Actas II* c: 69-86.
- MÖLLER, A.L., KAULFUSS, U., LEE, D.E., & WAPPLER, T. 2017. High richness of insect herbivory from the early Miocene Hindon Maar crater, Otago, New Zealand. *Peer J*, **5**: e2985.
- MÜELLER, U.G. & RABELING, C. 2008. A breakthrough innovation in animal evolution. *Proceedings of the National Academy of Science of the United State of America*, **105**: 5287-5288.
- PAIK, I.S., KIM, H.J., KIM, K., JEONG, E.-K., KANG, H.C., LEE, H.I. & UEMURA, K. 2012. Leaf beds in the Early Miocene lacustrine deposits of the Geumgwangdong Formation, Korea: occurrence, plant-insect interaction records, taphonomy and palaeoenvironmental implications. *Review of Palaeobotany and Palynology*, **170**: 1-14.
- PROKOP, J., WAPPLER, T., KNOR, S. & KVAČEK, Z. 2010. Plant-Arthropod Associations from the Lower Miocene of the Most Basin in Northern Bohemia (Czech Republic): A Preliminary Report. *Acta*

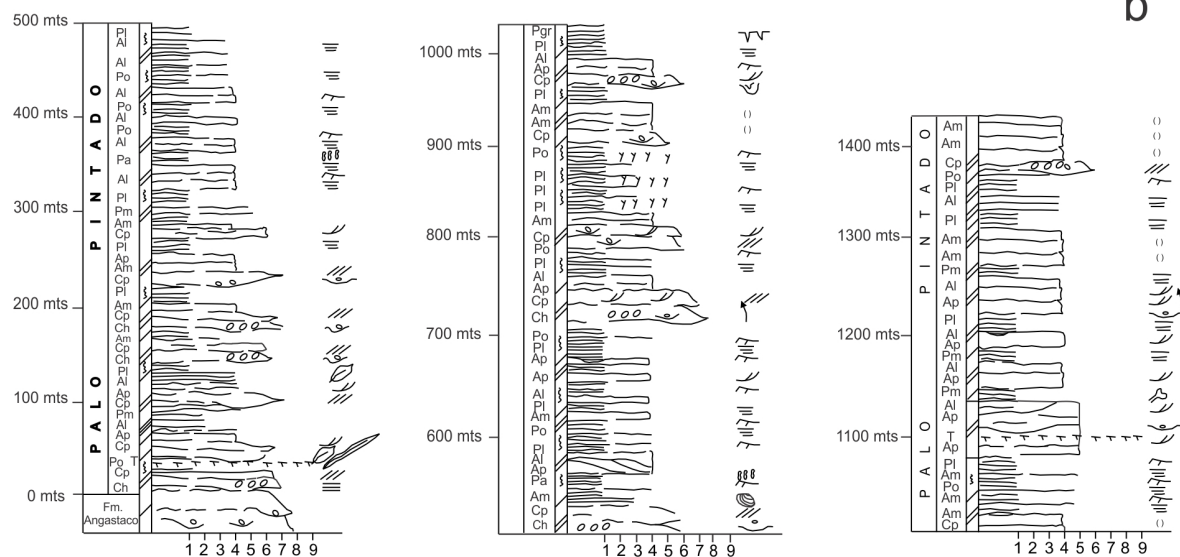
- Geologica Sinica* (Edición en Inglés), **84**(4): 903-914.
- ROBLEDO, J.M., SARZETTI, L.C. & ANZÓTEGUI, L.M. 2015. Phytophagy on fossil ferns from Argentina (Palo Pintado Formation, Late Miocene): a review of their fossil record and ichnotaxonomy. *Revista Brasileira de Paleontologia*, **18**(2): 225-238.
- 2016. New records and ichnospecies of linear leaf mines from the late Miocene-Pliocene from Argentina and the establishment of leaf-mining ichnotaxobases. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **122**(3): 73-88.
- SARZETTI, L.C., LABANDEIRA, C.C. & GENISE, J.F. 2008. A leafcutter bee trace fossil from the Middle Eocene of Patagonia, Argentina and a review of megachilid (Hymenoptera) ichnology. *Palaeontology*, **51**: 933-941.
- SARZETTI, L.C., LABANDEIRA, C.C., WILF, P., MUZÓN, J., CÚNEO, R.N., JOHNSON, K.R. & GENISE, J.F. 2009. Odonatan endophytic oviposition from the Eocene of Patagonia: the ichnogenus *Paleoovoidus* and implications for behavioral stasis. *Journal of Paleontology*, **83**: 431-447.
- SERRANO, D. & FOLTZ, J.L. 2008. Yellowstriped Oakworm (suggested common name), Peigler's Oakworm, *Anisota peigleri* Riotte (Insecta: Lepidoptera: Saturniidae). *UF/IFAS Extension, University of Florida*, EENY335.
- SMITH, D.M. 2008. A comparison of plant-insect associations in the middle Eocene Green River Formation and the Upper Eocene Florissant Formation and their climatic implications. *Geological Society of America Special Papers*, **435**: 89-103.
- STRAUS, A. 1977. Gallen, Minen und andere Fraßspuren im Pliokän von Willershauen am Harz. *Verhandlungen des Botanischen Vereins der Provinz Brandenburg*, **113**: 43-80.
- SU, T., ADAMS, J.M., WAPPLER, T., HUANG, Y.J., JACQUES, F.M., LIU, Y.S. & ZHOU, Z.K. 2015. Resilience of plant-insect interactions in an oak lineage through Quaternary climate change. *Paleobiology*, **41**(01): 174-186.
- SUNDERLIN, D., LOOPE, G., PARKER, N.E. & WILLIAMS, C. J. 2011. Paleoclimatic and Paleoecological implications of a Paleocene-Eocene fossil leaf assemblage, Chickaloon Formation, Alaska. *Palaios*, **26**(6): 335-345.
- SWESEY, O.H. 1921. Insects attacking ferns in the Hawaiian Islands. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, **5**: 57-65.
- WAPPLER, T. & DENK, T. 2011. Herbivory in early Tertiary Arctic forests. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**(3): 283-295.
- WAPPLER, T., CURRANO, E.D., WILF, P., RUST, J. & LABANDEIRA, C.C. 2009. No post-Cretaceous ecosystem depression in European forests? Rich insect-feeding damage on diverse middle Palaeocene plants, Menat, France. *Proceedings of the Royal Society of London B*, **276**: 4271-4277.
- WESTON, P.A., DESURMONT, G. & HOEBEKE, R.E. 2007. *Viburnum* leaf beetle (Coleoptera: Chrysomelidae): biology, invasion history in North America, and management options. *American Entomologist*, **53**(2): 96-112.
- WILF, P. & LABANDEIRA, C.C. 1999. Plant-insect associations respond to Paleocene-Eocene warming. *Science*, **284**: 2153-2156.
- ZHERIKHIN, V.V. 2002a. Insect trace fossil. In: A.P. RASNITSYN, & D.L.J. QUICKE, Eds. págs. 303-324. *History of insects*. Kluwer, Dordrecht.

Figura 1. **a**, mapa con la ubicación de las localidades fosilíferas; **b**, perfil estratigráfico de la Fm Palo Pintado.
— **a**, map of the fossiliferous outcrops; **b**, stratigraphic profile of the Palo Pintado Formation



REFERENCIAS

◆ Peñas Blancas ◆ Quebrada de Alfredo ★ Quebrada del Horno



REFERENCIAS

ESTRUCTURAS SEDIMENTARIAS

- | | |
|------------------------|-----------------------------|
| ooo Clastos Imbricados | /// Entrecruzamiento planar |
| ~ Ondulitas | ~ Base Canalizada |
| ≡ Laminación Paralela | ↑ Granodecreciente |
| 888 Bioturbaciones | ~ Laminación Convoluta |
| ~ Entrecruzamiento | ~ Flora Fósil |
| ~ Grietas de Deseación | ~ Moluscos |

LITOLOGÍA

- | | |
|-----------------------|--------------------------|
| 1 - Arcilita | 7 - Conglomerado Mediano |
| 2 - Limolita | 8 - Conglomerado Grueso |
| 3 - Arenisca Fina | 9 - Toba |
| 4 - Arenisca Media | Y - Yeso |
| 5 - Arenisca Gruesa | Po Facies Sedimentarias |
| 6 - Conglomerado Fino | Cp |

COLOR

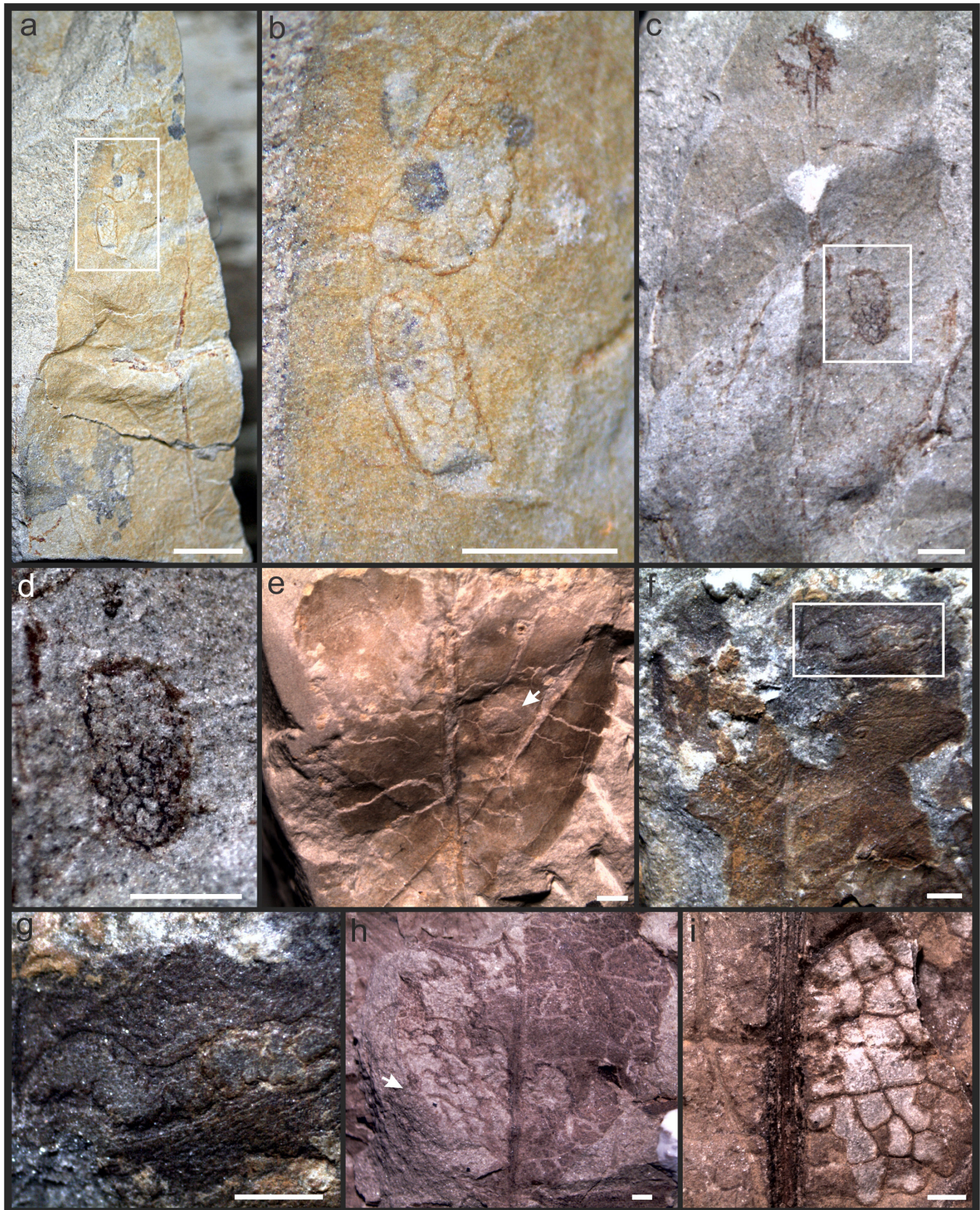
- | |
|-------------------|
| Marrón |
| Pardo Claro |
| Verde Amarillento |
| Gris |

Figura 2. *Osteophytichnus nervillosreliquens* nov. comb. en dicotiledóneas. **a**, corresponde a dos esqueletizaciones, una elíptica (CTES-IC 29a) y la restante polilobada (CTES-IC 29b), halladas cerca del margen de una hoja de *Nectandra saltensis* Anzótegui, 1988 (Lauraceae) (CTES-PB 14066); **b**, detalle de **a**; **c**, esqueletización elíptica (CTES-IC 198) localizada cerca de la vena media de una hoja de *Nectandra saltensis* (CTES-PB 6642); **d**, detalle de **c**; **e**, esqueletización circular (CTES-IC 77c), hallada en *Schinus herbstii* Anzótegui, 1998 (Anacardiaceae). Esta se dispone entre la vena media y una vena secundaria; **f**, esqueletización alargada (CTES-IC 244a), dispuesta cerca del ápice en una hoja de *Schinus herbstii*; **g**, detalle de **f**; **h**, la imagen muestra una esqueletización localizada en la base y contactando con la vena media en una hoja de *Schinus herbstii* CTES-IC 88a; **i**, esqueletización de forma irregular (CTES-IC 36qq), donde los bordes quedan delimitados por las venas de tercer y cuarto orden. Este espécimen fue hallado en una hoja de *Cedrela fissiliformis* Anzótegui & Horn, 2011 (Meliaceae).

Escalas gráficas: **a-i** = 1 mm

- *Osteophytichnus nervillosreliquens* nov. comb. on dicotyledons. **a**, corresponding with two skeletonizations, one elliptical (CTES-IC 29a) and other polylobate (29b) in shape; found near of the leaf margin of *Nectandra saltensis* Anzótegui, 1988 (Lauraceae) (CTES-PB 14066); **b**, detail of **a**; **c**, elliptical skeletonizations (CTES-IC 198), found near of the midvein of *Nectandra saltensis* (CTES-PB 6642); **d**, detail of **c**; **e**, showing a circular skeletonization (CTES-IC 77c) found on *Schinus herbstii* Anzótegui, 1998 (Anacardiaceae); **f**, elongate skeletonizations (CTES-IC 244a) arranged near of the leaf apex of *Schinus herbstii*; **g**, detail of **f**; **h**, showing a skeletonizations (CTES-IC 88a) on *Schinus herbstii*, disposed on the leaf base and contacting with the midvein; **i**, irregular skeletonizations (CTES-IC 36qq), where the edges are delimited by third and fourth order veins. This specimen was found on *Cedrela fissiliformis* Anzótegui & Horn, 2011 (Meliaceae).

Scale bars: **a-i** = 1 mm



- Figura 3. *Osteophytichnus nervillosreliquens* nov. comb. en helechos. **a**, esqueletización alargada (CTES-IC 30) localizada cerca de la base, en una pinna de *Acrostichum paleoaureum* Anzótegui & Horn, 2011 (Dipteridaceae) (CTES-PB 8009); **b**, esquema de la pinna con la esqueletización; **c**, detalle de **a**; **e**, esqueletización cuadrangular (CTES-IC 26e) hallada en una pinna (fragmento) de *Acrostichum paleoaureum* (CTES-PB 8004a); **f**, detalle de **e**.
 Escalas gráficas: **a** y **b** = 1 cm; **c-e** = 1 mm
- *Osteophytichnus nervillosreliquens* nov. comb. on ferns. **a**, elongate skeletonizations (CTES-IC 30) arranged near of the pinna base on *Acrostichum paleoaureum* Anzótegui & Horn, 2011 (Dipteridaceae) (CTES-PB 8009); **b**, schema showing the pinna where the skeletonization occurs; **c**, detail of **a**; **e**, quadrangular skeletonizations (CTES-IC 26e), found on a fragmented pinna of *Acrostichum paleoaureum* (CTES-PB 8004a); **f**, detail of **e**.
 Scale bars: **a** and **b** = 1 cm; **c-e** = 1 mm



